

НОВЫЙ ОБЪЕКТ ДЛЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ — *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

К. В. Квитко, А. Мюллер

Принятый выбор объекта для биологических исследований, несомненно, была важная часть работы. Благоприятный объект позволяет при одной и той же затрате сил и средств получить более полные и более точные результаты. Поэтому для генетики высших растений арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. сем. Crucifera) приобретает особое значение, так как соединяет в себе следующие преимущества.

1. Очень короткий вегетационный период (у некоторых линий при благоприятных условиях 28 дней). В течение года можно вырастить до 12 поколений, чему способствует возможность прервать покой семян холодным шоком или воздействием гибберелина (Laibach, 1956; Kribben, 1957).

2. Высокая плодовитость (в природных условиях 1650 ± 150 семян с растения); нормальный стручок содержит от 40 до 60 семян.

3. Аутогамия, сочетающаяся с хорошей завязываемостью при скрещивании. Хотя цветок мелкий, но его можно откастрировать, что удобнее делать, пользуясь лобной лупой.

4. Малое число хромосом ($n = 5$) (Laibach, 1907; Zaretzky, 1928).

5. Простота выращивания. Малый размер и быстрый рост позволяют более выгодно использовать пространство в теплице. И особенно важно то обстоятельство, что имеется возможность асептической культуры на искусственной среде в пробирках, чашках Коха и в кристаллизаторах. При этом можно очень точно регулировать корневое питание, световые и температурные условия (Langridge, 1957a; Dierks, 1958; Квитко, 1960).

Лайбах в 1913 году предложил использовать арабидопсис для генетических исследований. Он собрал его расы по всей Европе и провел оценку их на пригодность для этих целей. Им было выделено несколько быстроразвивающихся линий — Ep (Енкхайм), Est (Эстланд), Li (Лимбург), Di (Джон), Kol (Кельн) и другие, — которые употребляются теперь в лабораториях разных стран.

Кафедра генетики Ленинградского университета использует эти же линии. Такое единство материала (по происхождению) обеспечивает сравнимость опытов лабораторий разных стран и возможность консолидации усилий.

Ниже будет дан краткий обзор важнейших генетических работ, выполненных на арабидопсисе в последние пятнадцать лет.

ЕСТЕСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh распространена в Европе, Северной Африке, Средней Азии, Сибири; встречается в Японии, Северной Америке и Австралии. Обитает преимущественно на каменистых склонах, скалах, на песчаных почвах и на полях как сорняк. Растение является типичным эфемером; цветет обычно весной, до начала бурного развития весенней и летней флоры. В некоторых местах дает две генерации в год.

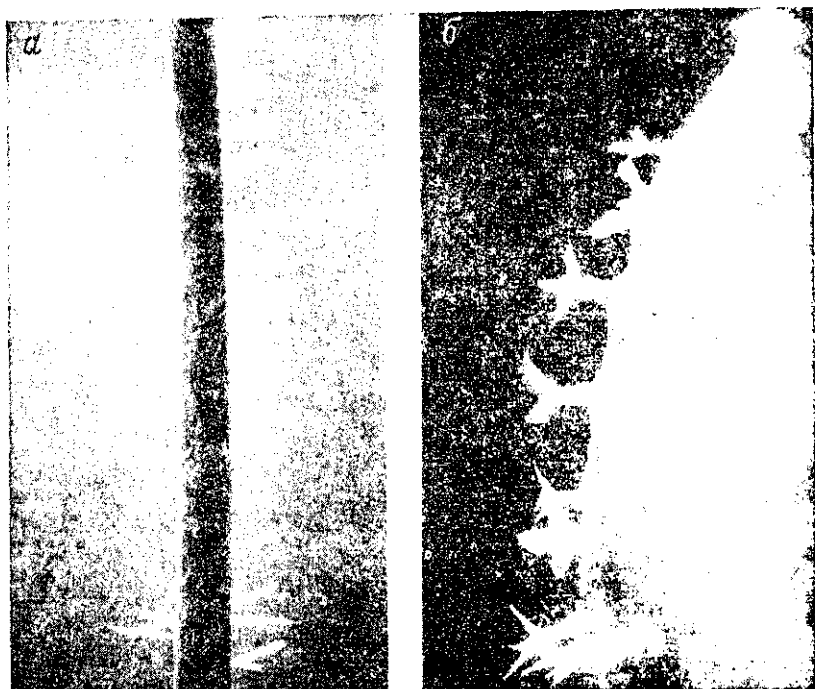


Рис. 1 Характер опушения на стебле и на листьях у расы Гиб
а — одиночные и попарные полоски на стебле; б — тройные анطاпальные поперечные полосы.

Поскольку ареал распространения вида очень широк и разнообразен по экологическим условиям, то вид представляет множеством экотипов. В северных областях встречаются преимущественно поздно цветущие яровые и озимые однолетние формы, в южных районах чаще всего ранневесенние эфемеры (Lajbach, 1943; Мюллер, неопубл.). По наблюдениям Лайбаха (1943), Грегори и Хассей (Gregory a. Hussey, 1953), арабидопсы относятся к факультативным длиннодневным растениям; резких различий по фотопериоду между расами авторы не обнаружили. Что касается особенностей прорастания семян, то имеются четкие межрасовые различия.

Семена некоторых рас способны прорасти сразу же после созревания, для других необходим период покоя. В одних случаях для прорастания необходимо освещение, а в других оно идет и в темноте. Помимо этого, расы весьма четко различаются по содержанию антоциана, величиной, формой и числом листьев, стручков, весом семян, опушенностью листьев и стебля (рис. 1). Длина вегетационного периода положительно коррелирована с числом листьев в розетке и на стебле (рис. 2); среднее число листьев на растении у разных рас снижается в Европе с

севера на юг. Лангридж и Гриффинг (Langridge a. Griffing, 1959), применяя методику асептической культуры, проанализировали 43 расы по способности к росту при разных температурах (25; 30; 31,5°) и нашли четкие различия по оптимуму температур для роста. Так, например, раса Pi (Питцталь, Австрия) имеет оптимум при температуре 25°, а Er (Эрланген, Германия) растет одинаково хорошо как при 25°, так и при 31,5°.



Рис. 2. Озимая и яровая форма арабидопсиса в тепличных условиях.

Озимая форма отличается большим числом листьев на стебле и в розетке. Яровая форма плодоносит, озимая приступает к бутонизации.

Почти все расовые признаки у растений подлежат модификационным изменениям и имеют характер количественных признаков. Ввиду этого тонкое сравнение экотипов возможно лишь при максимальном выравнивании микроусловий. Асептическая культура арабидопсиса удовлетворяет такому требованию. Поэтому арабидопсис предпочтительнее других объектов для работ по изучению экологического разнообразия вида.

Число хромосом, по имеющимся в литературе данным, для *Arabidopsis thaliana* всегда одинаково ($2n = 10$). Экспериментально получены тетраплоидные растения (Wricke, 1955). Близкий вид — *Arabidopsis suecica* (Fr.) Norrl, имеющий число хромосом $2n = 26$, оказался естественным амфидиплоидным гибридом *Arabidopsis thaliana* и *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hay. (Nylander, 1957; Laibach, 1958).

Для исследования мутационного процесса арабидопсис оказался очень удобным объектом — полная самофертильность позволяет работать с чистыми линиями, легко регулируемые условия выращивания обеспечивают точное определение выражения мутации. Высокий коэффициент размножения и короткий вегетационный период облегчает генетический анализ (установление характера наследственной обусловленности, группы сцепления и локализация мутировавшего гена).

Во всех линиях, бывших длительное время под наблюдением, возникали спонтанные мутации. Для увеличения частоты мутаций применялись различные воздействия — облучение, химические мутагены. Облучению подвергаются семена, предварительно намачиваемые в течение 40 ч, доза рентгеновских лучей — 6000 *p*. Райнхольд (Reinholz, 1947) нашла, что при таком облучении степень изменчивости (отношение числа изменившихся потомств к общему их числу) равна 62,5%. По Реббелену (Röbbelen, 1957a) сублетальная доза в 16000 *p* дает наиболее высокий выход хлорофильных мутаций. По данным Овербека (Overbeck, 1953), проращивание семян в растворе триафталата увеличивает частоту мутирования. Установлено, что концентрация триафталата 1:500000 равна по эффективности 750 *p* (степень изменчивости в обоих случаях составила 7,8%). Характер мутаций, вызванных триафталатом, по сути не отличается от характера мутаций, вызванных рентгенизацией. О действии других мутагенов на арабидопсис в литературе пока нет сообщений.

Райнхольд (1947) описал и проанализировал больше всего рентгеномутаций расы Еп (Епххайм). Возникали летальные, морфологические мутации и такие, которые изменяют характер физиологических процессов, так называемые «физиологические мутации». К последним относились изменения времени зацветания, изменение интенсивности роста, хлорофильная недостаточность, снижение жизнеспособности пыльцы. Четкое морфологическое проявление показали следующие мутации: *glabra* — отсутствие опушения на листьях и на стебле; *latifolia*, *latissima* — более широкие листья; *grandifolia* — крупные и зубчатые листья; *grandiserrata* — крупные зубцы на листьях; *Longifolia* — доминантная мутация, характеризующаяся удлинненными листьями.

Реббелен (1957a) описывает пятьдесят одну генетически проанализированную хлорофильную мутацию; среди них и жизнеспособные, и летальные мутации. Многие из этих мутаций проявили плейотропный эффект (см. ниже). Этим же автором проанализирован более подробно случай нестабильного выражения гена (Röbbelen, 1958).

Лангридж (1955, 1957b) после облучения рентгеном расы Est (Эстланд) среди 112 потомств выделил 25 мутаций. Семь мутантов имели четкое морфологическое выражение: мутант 1014/12 — лянтинистые листья; 2075/4 — округлую верхушку листа и короткие лепестки; 1072/9 — листья $\frac{2}{3}$ нормального размера; 1064 — угловатые зубчатые листья; 1010/15 — раннее цветение; 1036/16 — позднее цветение; 1090/1 — белые семена (рис. 3). Шесть мутаций он отнес к разряду хромосомных. В двух случаях это решение принято на основе цитологических исследований, а в остальных — на основе стерильности и других фенотипических эффектов, сопровождающих обычно хромосомные мутации. Одиннадцать летальных и семилетальных мутаций подвергнуты специальному исследованию (см. ниже).

В наших опытах (Квитко и Богданова, неопубл.) было проанализировано потомство (X_2) от 47 облученных растений рас Di и Еп. Четыре

семьи дали четкое расщепление, причем соотношение мутантных типов к норме было близко к 3 : 1. В следующем поколении (X_3) расщепление повторилось и подтвердился моногенный характер трех мутаций: Еп-11, Di-34, Di-91. Ниже дано описание этих мутантов.

Di-91. Зеленоватый — *viridis* (vi_1). Семядоли светло-зеленые, листья мелкие, светло-зеленые, зубчатые. Вегетационный период больше на 10 дней, чем у расы Di. Фертильность нормальная, моногенное различие: $X_2 = 43 : 13$, $X_3 = 123 : 37$. При скрещивании с нормальным растением (N) дает в потомстве (F_2) расщепление близкое к 3 : 1. $F_2(N \times vi_1) = 136 : 29$; $F_2(vi_1 \times N) = 55 : 18$.

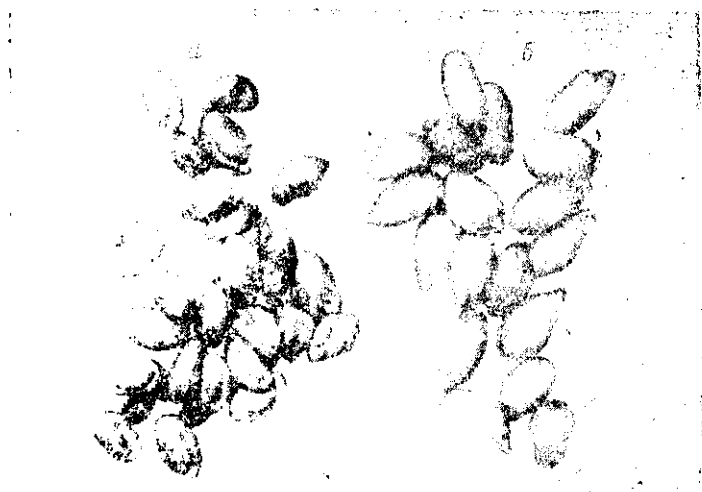


Рис. 2. Семена нормального типа (а) и мутанта (б) Di-91 (без семяного).

Семянная кожура мутанта не имеет бурого пигмента, свойственного нормальным семенам.

Di-34. Семядоли мутантных растений мелкие, желтоватые. Стебель детерминантного типа, стручки короткие (4,5 мм, а у нормального типа — 10,3 мм). Завязываемость пониженная. Моногенное различие: $X_2 = 11 : 4$; $X_3 = 12 : 1$.

Еп-11. Развивается только розетка с большим числом листьев (в норме 5—6). При длительной вегетации часть листьев приобретает ярко-красную окраску. Моногенное различие: $X_2 = 91 : 8$; $X_3 = 69 : 21$.

Еп-20. Первые несколько листьев розетки мелкие, последние листья розетки и листья на стебле зубчатые. Запоздывает в развитии на 20 дней по сравнению с нормальным типом. Самостерильная форма. При скрещивании с vi_1 первое поколение — нормальный тип, а во втором поколении тип Еп-20 не выщепился. Характер наследования не ясен: $X_2 = 20 : 1$; $X_3 = 35 : 4$.

Высокий процент видимых мутаций в потомстве от облученных растений (от 8,5 до 22,4%) делает арабидопсис незаменимым учебным объектом. За три-четыре зимних месяца студент сможет получить новые наследственные формы и выявить характер их наследования. Получаемые при этом мутации затрагивают самые разнообразные физиологические процессы, что позволяет физиологам и морфологам создавать практически любые модели изучаемой ими функции или структуры. Не-

которые примеры подобного контакта генетики с другими отраслями ботаники изложены в последующих главах.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ПЕРЕХОДА К ЦВЕТЕНИЮ

Несмотря на многочисленность работ в области физиологии зацветания, генетическая сторона этого процесса изучена очень слабо. Для арабидопсиса удалось сочетать генетический и физиологический подход в такого рода исследованиях. За сравнительно короткий срок было подробно охарактеризовано влияние низких температур (яровизации), света, высокой температуры, гибберелиновой кислоты и других факторов на развитие с вычлещением роли каждого из факторов у различных по наследственности рас. Были изучены элементарные физиологические процессы, лежащие в основе перехода к цветению, описаны явления антияровизации, деяровизации и реяровизации. Генетическим контролем при изучении физиологии зацветания пользовались с большим успехом многие авторы (Laibach, 1951; Laibach и Zenker, 1953; Gregory и Hussey, 1953; Napp-Zinn, 1954, 1956, 1957 c, 1957 d, 1957 e, 1958; Zenker, 1955; Clausen и Rau, 1956; Langridge, 1957 b).

Результаты этих исследований имеют большое значение для понимания общих вопросов физиологии развития высших растений вследствие следующих особенностей: 1) все они проделаны на генетически однородном материале; 2) наличие наследственно закрепленных рас и мутантов, лишь незначительно отличающихся друг от друга, дает возможность расчленить физиологические процессы на элементарные акты и полнее изучить их последовательность и взаимообусловленность. В качестве примера мы разберем явление наследственной обусловленности характера реагирования на яровизацию.

У арабидопсиса озимые расы обычно переходят к цветению лишь после воздействия холодом. Иногда у этих рас наблюдается цветение и без яровизации, но в гораздо более поздние сроки. Имеются позднеспелые яровые расы, зацветающие без яровизации раньше, чем озимые. У них яровизация ускоряет развитие. Ряд яровых рас не ускоряет развития при воздействии на них низких температур. Наиболее чувствительны к яровизации позднцветущие растения с большим числом ярусов на стебле к моменту цветения. Гибридологический анализ пяти ранне- и позднеспелых рас выявил неполное доминирование позднеспелости (Näreg, 1950). Выявлен главный ген, ответственный за время наступления цветения. Действие этого гена находится под влиянием других менее активных генов-модификаторов, оказывающих свое действие лишь при выращивании на коротком восьмичасовом дне, но не влияющих на сроки цветения при более длительном освещении (16 ч или круглосуточное освещение).

Напп-Цинн (1957a, 1957b) исследовал генетические основы отличий по реакции на яровизацию между яровой расой *Li₅* (Лимбург 5) и озимой расой *St* (Стокгольм). Были произведены скрещивания между расами *Li₅* и *St* и многочисленные возвратные скрещивания. Оцениваемый признак — возраст растений к началу цветения — является количественным признаком. Изменчивость выражения признака настолько велика, что начало зацветания генотипически однородных растений растягивалось на шесть недель. Вместе с тем генотипически различные растения иногда зацветали одновременно. Тем не менее удалось получить статистически достоверные данные, строго соблюдая равенство температурных и световых условий, проводя много повторностей как в опытах, так

и в контрольных вариантах. В расе St имеется два основных доминантных гена *Kryophila* (*Kry*) и *Frigida* (*Fri*), от наличия которых зависит озимость растений. Растения, имеющие лишь один из этих факторов, требуют вдвое меньше дней яровизации, чем растения расы St. Это указывает на аддитивное (однонаправленное) действие этих генов. Раса St обладает еще одним геном — *juvenilis* (*juv*), который сокращает возраст зацветающих растений на 3—4 дня. Благодаря его действию в потомстве от скрещивания рас *Li₅* и St возникали растения, зацветающие быстрее, чем яровой родитель *Li₅*. Это говорит об известной трансгрессии признака. Характер доминирования гена *juv* еще не выяснен. Наследственная структура исследованных рас такова *Li₅*: +^{Kry}, +^{Fri}, +^{juv}; St: *Kry*, *Fri*, *juv*. Не исключена возможность существования генов-модификаторов со слабым действием.

Изучение термолabileльных периодов у скрещиваемых рас позволяет сопоставлять генетическую и физиологическую дискретность явления яровизации. Термолabileльным периодом называется такой этап развития, в течение которого повышение температуры разрушает эффект предыдущей яровизации, задерживая тем самым наступление цветения.

У озимой расы St имеется три термолabileльных периода. Сопоставляя эти данные с данными генетического анализа, Наш-Цини выдвинул следующую рабочую гипотезу: каждому из термолabileльных периодов соответствует один ген, который определяет ферментативные процессы в данный период таким образом, что повышение температуры оказывает на них инактивирующее действие. Соответствующие аллеломорфы, имеющиеся у раннеспелой яровой расы *Li₅*, обуславливают такой ход ферментативных процессов, при котором повышение температуры перестает оказывать свое инактивирующее действие, и термолabileльные периоды выпадают — цветение наступает без предварительной яровизации. Позднеспелые яровые формы отличаются от раннеспелых наличием одного основного гена. Это обстоятельство подтверждает высказанную гипотезу, так как соответствующие формы имеют один или два термолabileльных периода. Выяснение характера связи между определенным геном и первичным физиологическим процессом — дело будущего. Хотя результаты изучения генетических основ термолabileльных периодов еще носят предварительный характер, но уже сейчас совершенно ясно плодотворность контакта между физиологией развития и генетикой.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МОРФОГЕНЕЗА

Как известно, большое количество генов регулирует развитие определенных органов и морфологических структур. Из этого следует, что процессы развития могут быть познаны через изучение соответствующих мутаций. Анализ отдельных мутаций позволяет расчленить целостный процесс морфогенеза на составляющие его элементарные процессы, подвергнуть их морфологическому и физиологическому анализу.

Особенно тщательному анализу у арабидопсиса был подвергнут морфогенез хлоропластов. Реббелен (1957 а) описал 51 хлорофилльную мутацию и исследовал соответствующие морфологические и физиологические изменения хлоропластов. Выяснилось наличие следующих групп мутаций, отличающихся по окраске листьев:

1. *albina* — от белой до цвета слоновой кости;
2. *xantha* — от бледно-желтой до зеленовато-желтой;
3. *viridis* — от желтовато-зеленой до светло-зеленой: а) *virescens* — зеленеющая по мере развития; б) *chlorina* — остающаяся в течение всего онтогенеза желтоватой; в) *lutescens* — становящаяся по мере развития менее интенсивной.

Оказалось, что наименьшее количество пигмента хлоропластов, необходимое для поддержания роста, составляет 6% от общего количества пигмента у нормального типа; содержание хлорофилла в этом случае соответствует лишь 2% нормального количества.

Для сохранения способности к размножению требуется наличие 30% нормального содержания хлорофилла. Выявлено относительное значение каротиноидов и хлорофилла для поддержания жизнеспособности. У форм *albina* пигмент либо совсем не образуется, либо образуется небольшое количество каротиноидов (Röbbelen, 1957b). У форм *xantha* помимо каротиноидов образуется некоторое количество хлорофилла, недостаточное, однако, для поддержания жизни растения. Только у мутантов типа *viridis* соотношение каротиноидов и хлорофилла таково, что обеспечивает возможность выживания. Анализ двух мутаций типа *viridis* показал, что одна из них рецессивна и образует лишь протохлорофилл, другая — доминантна и блокирует синтез хлорофилла «B» (Röbbelen, 1956).

Нормальное содержание пигмента связано с существованием баланса процессов образования и разрушения пигментов. Одностороннее нарушение этого баланса проявляется не только в изменении окраски листа, но и в изменении соотношения пигментов. Соотношение пигментов может быть изменено и модификационным путем, например в световых и теневых листьях содержание пигментов различно. Была обнаружена мутация, у которой соотношение пигментов при обычном освещении было таким же, как и у теневой модификации нормального листа. Листья мутантной формы имели столь же крупную зернистую структуру хлоропласта, как и теневая модификация. Таким образом, теневая модификация является фенотипической мутантной формой (Röbbelen, 1957d).

Тщательно было изучено влияние изменения структуры хлоропластов на жизнеспособность. Сильные изменения структуры гранул хлоропласта ведут к гибели его, это в свою очередь сказывается на жизнеспособности растения. Изменения в количестве и размерах гранул хлоропласта, как правило, обратимы. Наблюдается тесная взаимосвязь между образованием и поддержанием на определенном уровне некоторого количества пигмента в хлоропласте и его структурой. Плейотропия генов хлорофилла нашла, таким образом, объяснение с позиций физиологии развития. Большинство найденных Реббеленом мутаций хлорофилла характеризуется пониженной жизнеспособностью, что проявляется в моногибридном расщеплении: мутантные особи составляют менее 25% общего числа особей второго поколения. У форм *albina* эта нехватка мутантных гомозигот зависит от пониженной способности к прорастанию, у форм типа *xantha* и *viridis* не исключена возможность, что в ряде случаев идет избирательная элиминация гамет под воздействием хромосомных перестроек. Плейотропное действие генов хлорофилла сказалось и в большей гетерофилии мутантов. Анатомический анализ конуса нарастания мутантов показал, что гетерофилия возникает как следствие увеличения массы конуса нарастания (Röbbelen, 1957c).

БИОХИМИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ

Одной из наиболее перспективных областей генетики арабидониса является изучение биохимических мутаций, т. е. наследственных нарушений метаболизма, вскрываемых биохимическими методами. Биохимические мутации позволяют ближе подойти к обнаружению непосредственного эффекта гена. Такие мутации уже подробно исследованы у микроорганизмов. Высшие растения до сих пор считались неудобными

объектами для изучения биохимических мутаций. Выращивание арабидопсиса на стерильной искусственной среде позволяет теперь и для высших растений применить методы, разработанные для микроорганизмов. В особенности важно, что при этом имеется возможность определить, какой процесс метаболизма нарушен у летальных и семилетальных мутаций. Это открывает обширное поле деятельности для изучения физиологии и патологии обмена веществ у высших растений.

Лангридж (1955, 1958a) на основе анализа ряда летальных и семилетальных мутаций выдвинул гипотезу эмбрионального отбора в ходе развития. По этой гипотезе до прорастания семян могут избежать элиминации следующие классы летальных мутаций: 1) проявляющиеся в позднем онтогенезе или связанные с отсутствием деятельности затрагиваемых функций (мутации повреждения хлорофилла, мутации нарушения фертильности и др.); 2) обуславливающие синтез веществ, способных к диффузии, при этом недостаточность восполняется за счет метаболизма материнского организма.

Устраиваясь в ходе эмбриогенеза следующие мутации: 1) воздействующие на синтез высокомолекулярных веществ, не способных к диффузии от ткани одного генотипа к другой (белки, связанные витамины, нуклеиновые кислоты); 2) связанные с метаболизмом прорастания семян (мутация цинка Кребса); 3) вызывающие утрату многих важных метаболитов, хотя так и способных к диффузии (мутации, влияющие на синтез аминокислот, неспецифических энзимов).

Каким образом мутации погибают до прорастания, Лангридж не мог проверить. Но анализ 11 выживших до прорастания летальных и семилетальных мутаций дал ему основание считать, что его гипотеза подтверждается.

Для обнаружения потребностей мутантов в метаболитах использовались следующие стандартные добавки: кокосовое молоко, водная вытяжка из семян гороха, гидролизат нуклеиновой кислоты, воднорастворимые витамины, аминокислоты. Ниже дается описание шести мутантов, восстанавливающих рост при добавке соответствующих метаболитов и пяти не реагирующих на добавки (Лангридж, 1958a).

1018/6. Листья розетки хлоротичны целиком или около кончика. Семязолот пятнистые. Добавка тиамина (1 мкг на растение) полностью восстанавливает рост. Пиримидиновая и тиазоловая порции не эффективны. $X_2 = 27:3$; $X_3 = 18:7$.

1025/3. Мелкие светло-зеленые листья с темно-зелеными жилками, слабый рост. Содержание хлорофилла снижено до $\frac{2}{3}$ нормального. Рост ускоряется сахарозой или глюкозой и в слабой степени фруктозой (рис. 4). $X_2 = 39:2$; $X_3 = 33:9$.

1023/13. При 23° дифференциация нарушается и многочисленные побеги образуют маленькие асимметричные листья. При 28° растения маленькие, но с нормальной дифференциацией. Нуждается в глюкозе, сахарозе или K_2SO_4 для повышения осмотического давления по крайней мере на 1,5 атм. $X_2 = 43:6$; $X_3 = 57:14$.

Est. Медленный рост при температуре выше 27°. Задерживаются растяжение листа и рост вторичных корней. С добавкой холина (20 мкг на растение) рост нормальный. Возник спонтанно. $F_2 = 35:10$.

1138/1. При температуре 28° растения тонкие, маленькие, светло-зеленые с изогнутыми листьями. При температуре 23° образуется только одна пара маленьких листочков, и растение гибнет. С добавкой кокосового молока листья немного больше, шире и не так изогнуты. $X_2 = 58:9$; $X_3 = 41:10$.

2071/13. Хлоропласт нормального размера, но без хлорофилла. Одна

пара мелких светло-желтых листочков; корневая система нормальная. Добавка в среду глюкозы или сахарозы позволяет развить 4—6 розеточных листьев и иногда цветки. $X_2 = 44 : 1$; $X_3 = 44 : 22$. 35 семян X_3 не взошло.

1005/7. Семядоли и гипокотиль светло-желтые; нет листьев и вторичных корней. Пластиды недоразвиты ($1,32 \pm 0,36$ мк в диаметре, у нормальных растений $3,36 \pm 0,41$ мк). Не реагирует на подкормку. $X_2 = 133 : 22$, $X_3 = 44 : 13$.



Рис. 4. Одновозрастные растения мутации 1025/3 (возникающей в глюкозе или в сахарозе) на разных средах.
 а — минеральная среда — слабый рост и светлая окраска мякоти листа;
 б — минеральная среда + 2% сахарозы — нормальный рост, темно-зеленая окраска листьев.

2079/8. Сходен с 1005/7. Лишен хлорофилла. Не реагирует на подкормку. $X_2 = 45 : 3$, $X_3 = 86 : 23$.

1090/10. Семядоли редуцировались до мембрановидных бесхлорофилльных структур, обычно остающихся в семенной кожуре. Не реагирует на подкормку. $X_2 = 26 : 9$, $X_3 = 27 : 6$.

1031/13. Карликовое растение, достигает лишь $1/3$ сухого веса нормального типа. Относительные скорости роста: нормальный тип — 0,26;

карлик — 0,29. Средний вес семян: норма 33 мг, карлик 12 мг. Карликовость — результат плохого роста эмбриона. Не реагирует на подкормку. $X_2 = 58 : 3$, $X_3 = 20 : 4$.

1051/11. Мутант, которому нужны определенные температуры для зацветания: 28° для образования стебля и 20° для образования цветков. Не реагирует на подкормку. $X_2 = 120 : 16$, $X_3 = 30 : 9$.

Мутант 1023/13 (осмотический) позднее был изучен Лангриджем в отдельной работе (1958b). Мутантный фенотип является следствием ненормально низкого осмотического давления в клетках растения. Повышение концентрации сахарозы или сульфата калия в питательной среде ведет к накоплению этих веществ в клетках корня и тем самым способствует выравниванию внутреннего осмотического давления. Вследствие этого растение приобретает облик нормального типа, у него восстанавливается нормальный ход дифференциации, фертильность. Если же добавлять в питательную среду манитол, не проникающий в клетки и не способный поднять внутреннее осмотическое давление, то мутантные признаки проявляются еще более резко, чем на обычной среде. Более того, у нормальных по генотипу растений воздействием манитола можно получить мутантный фенотип. Это происходит так: осмотическое давление в питательной среде повышается, в клетки же манитол не поступает, увеличивается разрыв между внешним и внутренним осмотическим давлением. Сводится к недостаточности внутреннего осмотического давления и, как следствие, появляются все признаки осмотического мутанта. Это явление — классический пример феноконии.

В другой работе Лангридж и Гриффинс (1959) пытались получить более точные данные о причинах, обуславливающих устойчивость и чувствительность к температуре у высших растений. Имеющиеся данные покачивают, что при крайних температурах рост растений угнетается из-за ингибирования одной или нескольких чувствительных реакций; в ряде случаев такую депрессию можно предупредить обеспечением растений продуктами тормозимой реакции. Эти данные получены при выращивании растений homozygous рас и световых термостатах с точностью регулировки температуры до 0,2. Было найдено, что есть определенная корреляция между генотипическим компонентом и чувствительностью к температуре, проявляющаяся в соответственном снижении роста. Из 43 изученных экотипов 8 при 31,5 показали сильную депрессию роста. Пять из них дали четкие морфологические симптомы температурного угнетения. Для трех из этих пяти показано достоверное усиление роста при добавке в питательную среду витаминов, дрожжевого экстракта и гидролизата нуклеиновых кислот. Для двух рас независимого происхождения специфически стимулирующим рост веществом оказался биотин, который полностью снимал вредное действие температуры. Для третьей расы такой же эффект дала добавка цитидина. Последнее исследование несомненно привлечет внимание не только генетиков, физиологов и биохимиков, но и фитопатологов. При таком подходе можно решить многие вопросы, касающиеся климатических заболеваний культурных растений.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПРОБЛЕМЕ ГЕТЕРОЗИСА

Очень удачным оказалось применение арабидопсиса как объекта для решения некоторых вопросов проблемы гетерозиса. В исследованиях подобного рода важен генетически проверенный исходный материал. В этом отношении арабидопсис имеет преимущество перед множеством других растительных объектов.

В качестве испытуемого признака Диркс (Dierks, 1958) использовал возраст растения ко времени зацветания. Были произведены скрещивания 15 рас. Гибриды первого поколения между двумя раноцветущими расами (St-w — Катания, слабоопушенная и BG — Берлин — Грюневальд) и девятью другими раноцветущими расами зацвели при одинаковых условиях значительно позднее и развили большую вегетативную массу, чем родительские формы. Диркс считает, что это типичное проявление гетерозиса. Генетические причины этого явления были подробно исследованы в F_1 , F_2 , F_3 и в ряде возвратных скрещиваний для комбинации St-w \times Ep. Задержка в цветении зависит от взаимодействия между доминантным геном A расы St-w и доминантными генами-модификаторами (H_1 , H_2 и т. д.) расы Ep. В F_1 возникает, таким образом, генотип ($Aa H_1h_1 H_2h_2$ и т. д.), сочетающий в себе доминантные гены с аддитивным действием, что и является причиной гетерозиса по срокам зацветания. Гетерозис, основанный на накоплении доминантных генов, очевидно, можно сохранить в последующих поколениях. Автор приходит к выводу, что гетерозис как у самоопыляемых, так и у перекрестноопыляемых растений возникает, главным образом, от такого взаимодействия генов, которое может иметь селективное значение в процессах естественного и искусственного отбора. Сверхдоминирование автор не имеет подлинного значения.

Однако у арабидопсиса был обнаружен и проанализирован случай сверхдоминирования (Wricke, 1955). Мутация хлорофилла (лат. chlorina (c)) характеризуется в гомозиготном состоянии более светлой окраской листьев. Гетерозиготные и гомозиготные по нормальному гену (CC , Cc) не отличаются при колориметрическом анализе вытяжки хлорофилла. Но у экспериментально полученных тетраплоидов растения с тремя доминантными генами ($CCCC$) содержат относительно больше хлорофилла не только по сравнению с типами $Cccc$ и $CCcc$, но и по сравнению с генотипически нормальными растениями $CCCC$. Наличие четырех доминантных генов снижает количество хлорофилла. По мнению автора, сверхдоминирование, наблюдаемое у тетраплоидов, — явление того же порядка, что и сверхдоминирование, наблюдаемое у диглоидов.

Рсбблен (1957a) обнаружил, что 8 из 51 (15%) хлорофилльных мутаций в гетерозиготе дают явление гетерозиса. В качестве показателя повышения жизнеспособности был использован признак — суммарная поверхность всех листьев. В двух случаях было обнаружено сверхдоминирование: гетерозиготы отличались не только увеличением суммарной площади листовой поверхности, но и повышенным содержанием хлорофилла.

Из сказанного вытекает с необходимостью, что проблема гетерозиса требует совместных усилий генетиков, физиологов, биохимиков и морфологов. Разработка этой проблемы должна быть осуществлена в первую очередь на модельном объекте, удобном для постановки широких теоретических исследований. Пока трудно подобрать для этих целей более подходящий объект, чем лабораторное растение арабидопсис.

Генетика арабидопсиса лишь только начала свое развитие. Настоящая работа — первый обзор полученных результатов. Однако уже сейчас совершенно ясно, что арабидопсис по сравнению с другими растениями обладает большими преимуществами для генетических исследований наиболее актуальных проблем: мутационного процесса, физиологии развития признаков, биохимических функций гена.

ARABIDOPSIS THALIANA, (L.) HEYNH. A NEW EXPERIMENTAL PLANT FOR
GENETIC INVESTIGATIONS

K. V. Kvitko and A. Müller

The article is the first survey of the genetics of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., a plant of the Cruciferae family, that has recently acquired the significance of a plant material for laboratory studies in plant genetics similar to *Drosophila* in animal genetics.

The use of culture of *Arabidopsis* on aseptic substrata made possible to investigate the biochemical mutations in the higher plants which had been accessible only in micro-organisms. Further investigations are devoted to the natural variability of this species, to its mutations, to the genetical basis of development of morphological and physiological characters and to the heterosis.

ЛИТЕРАТУРА

- Квитко К. В. 1960. Вестник ЛГУ, 15: 47—56.
Clauss H. and W. Rau. 1956. Zs. Bot., 44, 5: 437—454.
Dierks W. 1958. Zs. Pflanzenzücht., 40: 67—102.
Gregory F. G. and G. G. Hussey. 1953. Proc. Linn. soc. Lond., 164: 137—139.
Härer L. 1950. Beitr. Biol. Pflanz., 28, 1.
Hvlander N. 1957. Bull. Jard. Bot. Brux., 27, 4: 591—604.
Kribben F. 1957. Naturwiss., 44: 313.
Laibach F. 1907. Bot. Zbl., Abt. I, 27: 5—24.
Laibach F. 1943. Bot. Arch., 44: 439—455.
Laibach F. 1951. Beitr. Biol. Pflanz., 28: 173—210.
Laibach F. 1956. Naturwiss., 43: 164.
Laibach F. 1958. Planta, 51: 2, 148—166.
Laibach F. und A. Zenker. 1953. Planta, 43: 250—252.
Langridge J. 1955. Nature. Lond. 176, 4475: 260—261.
Langridge J. 1957a. Aust. j. biol. sci., 10, 3: 243—252.
Langridge J. 1957b. Nature. Lond. 180, 4575: 36—37.
Langridge J. 1958a. Aust. j. biol. sci., 11, 1: 58—68.
Langridge J. 1958b. Aust. j. biol. sci., 11, 4: 457—470.
Langridge J. and Griffing. 1959. Aust. j. biol. sci., 12, 2: 117—135.
Napp-Zinn K. 1954. Zs. Naturf., 96: 218—229.
Napp-Zinn K. 1955. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 68: 369—373.
Napp-Zinn K. 1956. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 69: 139—198.
Napp-Zinn K. 1957a. Zs. Vererbungslehre, 88: 253—285.
Napp-Zinn K. 1957b. Beitr. Biol. Pflanz., 34: 113—128.
Napp-Zinn K. 1957c. Planta, 50: 177—210.
Napp-Zinn K. 1957d. Flora. Berlin, 144: 403—419.
Napp-Zinn K. 1957e. Zs. Bot., 45: 379—394.
Napp-Zinn K. 1958. Zs. Bot., 46: 506—515.
Overbeck H. 1953. Wiss. Zs. Univ. Greifswald, 2, Math.-Naturwiss. Reihe, 5.
Reinholz E. 1947. Naturwiss., 34: 26—28.
Röbbelen G. 1956. Planta, 47: 532—546.
Röbbelen G. 1957a. Zs. Vererbungslehre, 88: 189—252.
Röbbelen G. 1957b. Naturwiss., 44: 288—289.
Röbbelen G. 1957c. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 70: 39—44.
Röbbelen G. 1958. Zs. Naturf., 13b: 14—17.
Wricke G. 1955. Zs. Vererbungslehre, 87: 47—64.
Zaretzky. 1928. Jb. wiss. Bot., 69: 357.
Zenker A. M. 1955. Beitr. Biol. Pflanz., 32: 135—170.